

# Morphology and Evolution of Circulatory Organs in the Tracheata

Günther PASS

Institut für Zoologie, Universität Wien, Althanstrasse 14, A-1090 Wien, Austria

## ABSTRACT

A comprehensive description of the anatomy of the circulatory organs is given from all subtaxa of myriapods, apterygots and some lower Pterygota. In the Chilopoda, a complex vessel system exists which obviously represents a plesiomorphic condition in many respects. According to the most common teaching this system has been widely reduced during the evolution of the Tracheata and in the Hexapoda only the tubular dorsal heart remained. However, in some ancestral insects blood vessels exist in addition which have been partly overlooked so far, but demand special interest from the evolutionary and phylogenetic points of view. One specific trait is a vessel ring caudal to the brain encompassing the gut and connecting the dorsal heart with a short ventral vessel. This structure is found in the Chilopoda, Diplura, Archaeogonata and Zygentoma, but has never been reported in the Pterygota. Special reference is given to the hemolymph supply of longer body appendages, especially the antennae. In general, antennal vessels exist which are considered to be homologous within the Tracheata. In all subtaxa of the myriapods and in the Diplura they originate as arteries from the dorsal vessel. In all other investigated insects they are separated from the latter. At their proximal ends they form ampulla-like enlargements with valved ostia, which communicate with the hemolymph sinus in front of the brain. The connection of the antennal vessels to the dorsal heart in myriapods and Diplura is considered a plesiomorphic state which was apparently lost early in insect phylogeny. Space constraints due to constructional changes in the cephalic capsule are discussed as possible reasons for this loss. In the Archaeogonata and Zygentoma, the ampullae are not pulsatile, and their function is only to funnel hemolymph into the antennal vessels. In higher insects, the ampullae are true forcing pumps as a result of associated muscles ("antenna-hearts"). In different species these muscles diverge with respect to their attachment sites and act either as dilators or as compressors of the ampullae. A derivation of the antenna-heart muscles from pharynx dilators is strongly indicated.

## RÉSUMÉ

### Morphologie et évolution des organes circulatoires chez les Tracheata.

Une description complète de l'anatomie des organes circulatoires est donnée pour les sous-groupes de myriapodes, d'aptérygotes et de quelques ptérygotes inférieurs. Chez les chilopodes, il existe un réseau complexe de vaisseaux qui représente un état plésiomorphe. Selon les interprétations les plus communément en vigueur, ce système a été largement réduit au cours de l'évolution des antennates et, chez les hexapodes, seul le vaisseau cardiaque dorsal tubulaire s'est maintenu. Cependant, chez certains insectes primitifs, des vaisseaux sanguins existent également, phénomène qui demande à être reconsidéré d'un point de vue évolutionniste et phylogénétique. Un caractère spécifique réside dans le vaisseau caudal annulaire du cerveau qui entoure le tube digestif et relie le cœur dorsal à un court vaisseau ventral. Cette structure se retrouve chez les Chilopoda, Diplura, Archeogonata et Zygentoma, mais n'a jamais été mise en évidence chez les Pterygota. Il est particulièrement fait référence à l'approvisionnement en hémolymphe nécessaire aux longs appendices du corps, notamment aux antennes. Les vaisseaux antennaires sont considérés comme homologues chez tous les antennates. Dans tous les sous-groupes de myriapodes et chez les diploures, ils apparaissent comme des artères issues

du vaisseau dorsal alors que chez tous les autres insectes étudiés ils se séparent de ce dernier. Ils forment à leur extrémité proximale des élargissements en forme d'ampoule, équipés de valvules, qui communiquent, au niveau du cerveau, avec les sinus de l'hémolymphe. La connexion des vaisseaux antennaires avec le cœur dorsal chez les myriapodes et les diploures est considérée comme un caractère plésiomorphe qui a apparemment disparu au cours de la phylogénie des insectes. Les contraintes spatiales dues aux changements survenus dans la construction de la capsule céphalique sont discutées en tant que causes possibles de cette perte. Chez les Archeogonata et les Zygentoma, les structures en ampoule ne sont pas pulsatiles et leur fonction consiste uniquement à permettre à l'hémolymphe de circuler jusqu'aux vaisseaux antennaires. Chez les Insectes supérieurs, elles jouent le rôle de pompes, sortes de "cœurs antennaires" résultant de l'association de muscles. Selon les espèces, ces muscles se distinguent par leurs points d'attache, agissant soit comme dilatateurs, soit comme compresseurs. L'hypothèse d'une évolution de ces muscles du cœur antérieur à partir de dilatateurs du pharynx est fortement suggérée.